

A photograph of a highly crowded train, likely in South Asia, with people sitting on the roof and standing on the platform. The train is white with blue accents. The scene is filled with a dense crowd of people, illustrating the concept of population explosion.

POPULAČNÍ EXPLOZE

Kolik jsme měli předků?

1) Velikost populace a demografická historie

2) Rozdílné pohledy na velikost populace

3) Odhad velikostí dávných populací

- Ekologické odhady celkové velikosti populací
- Genetické odhady efektivní velikosti populací

4) Pleistocénní populační exploze

5) Kdy došlo k populační explozi

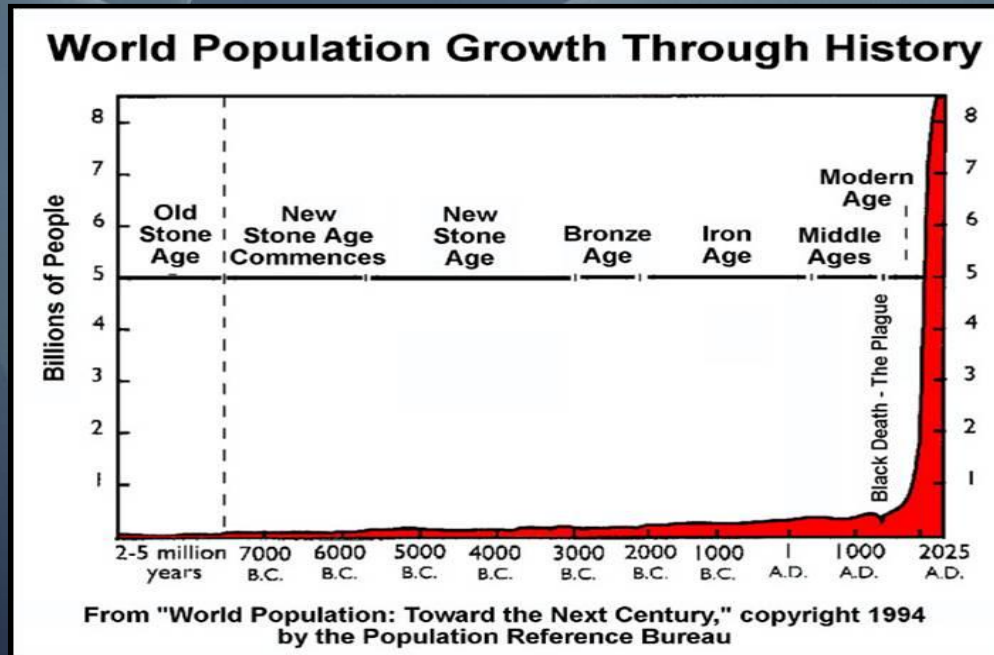
6) Co bylo před explozí

7) Evoluční interpretace

- speciace a nahrazení
- vymírání a rekolonizace lokálních populací

4) Pleistocénní populační exploze

- dle ekologicko-antropologických poznatků je zjevné, že dramatická změna v početnosti naší populace nastává před asi 12 000 lety s rozvojem zemědělství



- co se však dělo před tím** – odpověď přináší analýza DNA
- celá řada genetických studií ukazuje, že **naši předchůdci již jednou prošli velmi náhlou populační explozí a to v posledních 50 000 až 100 000 letech**
- důkazy** o této populační explozi **jsou zjevné zejména z řady fylogenetických stromů**, které vykazují charakteristiky typické pro významný populační růst

Nejdříve trochu teorie

Následující obrázek ukazuje čtyři rozdílné simulace tvorby genetických stromů na základě koalescence mezi 10 sekvencemi DNA v populaci s **konstantní velikostí**

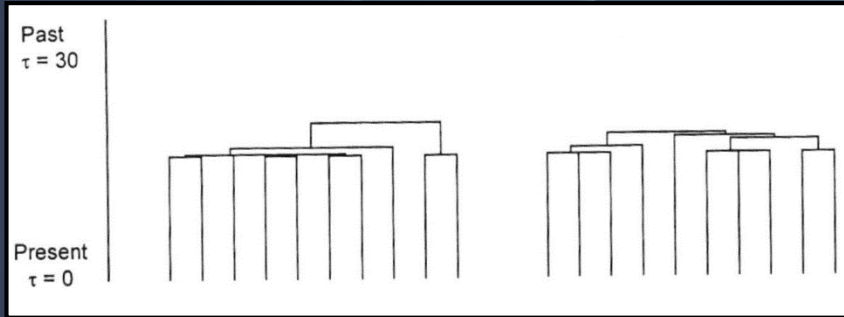


- **každá simulace** (strom) **se liší** = náhodný proces
- u některých stromů došlo ke splynutí **dříve**
- u jiných stromů nastalo splyvání **později**

= pozorujeme **variabilitu v čase splynutí mtDNA sekvencí**

= avšak jedno je **společné všem těmto simulacím** – **většina splynutí nastává ve velmi blízké minulosti s pouze jednou nebo dvěma staršími událostmi** (stromy mají jakoby mělké kořeny, jsou přisednuté)

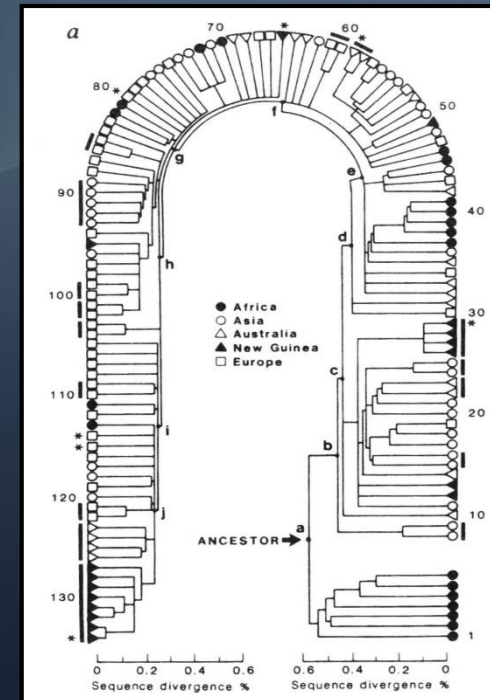
- nyní se podíváme na **simulaci s náhlou populační expanzí** – velikost populace vzroste náhle někdy v minulosti



splývání/rozštěpení

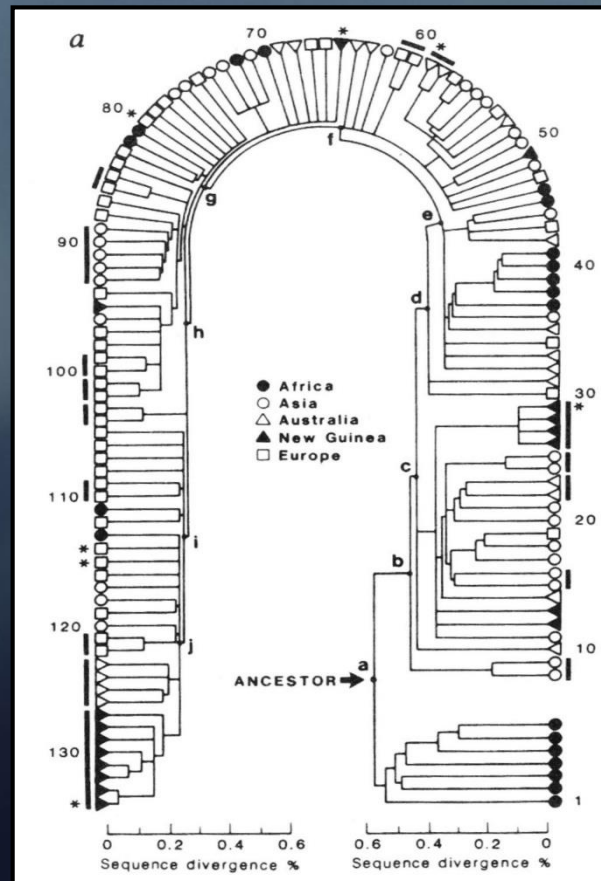
- vliv genového posunu na rozmanitost
- po populační explozi jsou populace velké = nevidíme rozštěpování = hluboké kořeny

- všechny stromy mají mnohem hlubší kořeny
- koalescence nastala dříve v minulosti
- stromy mají charakteristický **tvar hvězdy** (pokud stromy namalujeme jako kruh, pak kořeny vychází z kruhu jako záření z hvězdy) nebo **tvar hřebene**
- tento charakteristický tvar vzniká tehdy, **pokud nastane změna v populační velikosti**
- je zde relativně **malý počet splynutí po populační expanzi**
 - **populace jsou již větší**, naopak populace byly relativně malé těsně před expanzí



Máme tedy dva demografické modely – **model konstantní velikosti** a **model populační exploze** – a také grafické znázornění jejich důsledků.

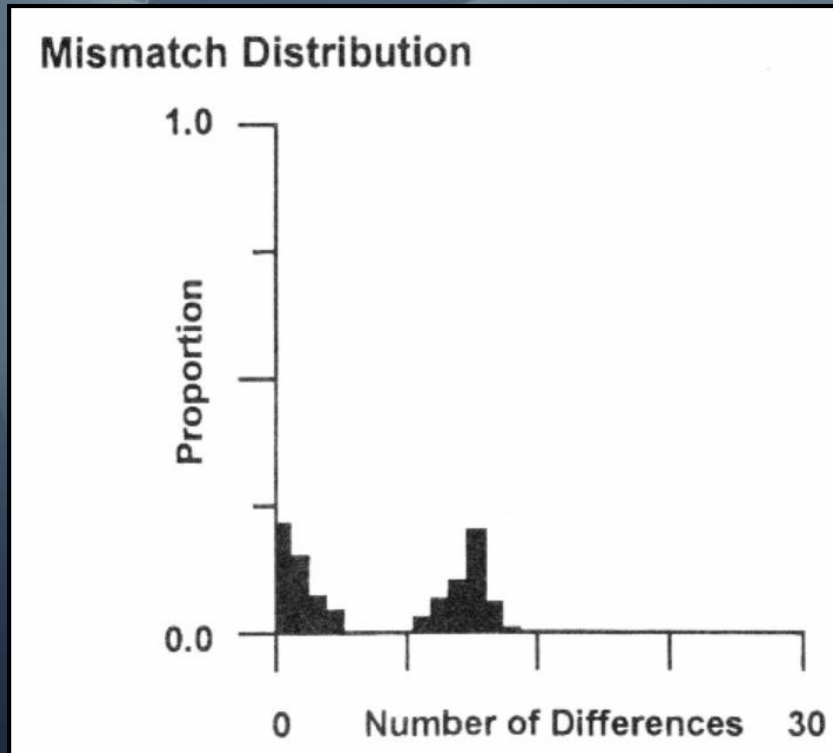
Většina genetických stromů populací člověka vykazuje dávnoú koalescenci a tvar hřebene = v minulosti prošla populace člověka významnou explozí.



- vedle genetických stromů existují ještě **další dvě možnosti grafického důkazu o populační explozi** - tzv. **nespojité distribuce** (mismatch distribution)
 - tzv. **frekvenční spektrum** (frequency spectra)

Metoda nespojité distribuce je založena na párovém porovnávání všech analyzovaných DNA sekvencí

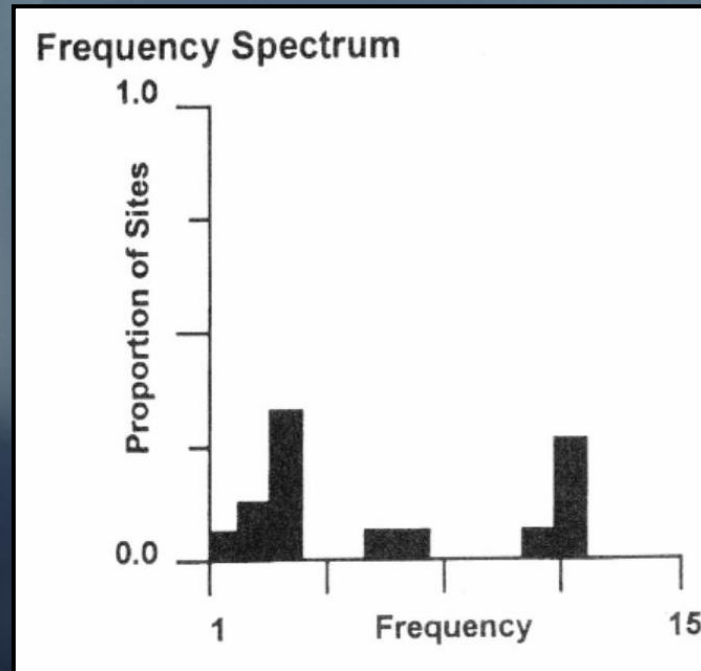
graf - histogram pak ukazuje počet rozdílů mezi porovnávanými sekvencemi



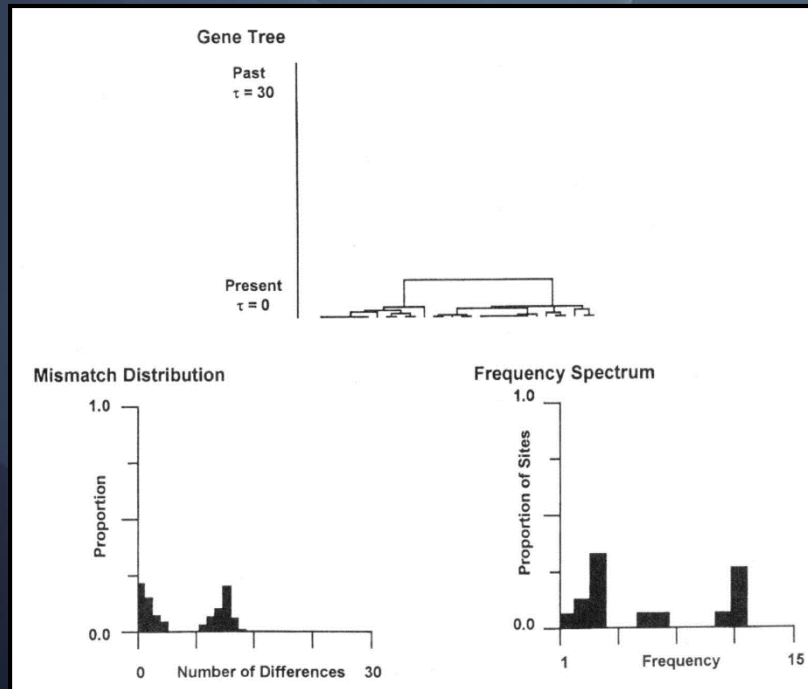
- rozdíly v sekvencích v tomto případě vytvořily dvě diskrétní skupiny

Metoda frekvenčního spektra poskytuje jiný pohled na sekvenční rozdíly

- počítá s pravděpodobností (frekvencí) **s jakou nastane nějaká záměna na konkrétním místě v DNA** (výhoda – nemusíme vědět, který nukleotid je původní a který je mutovaný)
- u kolika jedinců ze vzorku je změna
- počítá se pro každý nukleotid v sekvenci = výstupem je **histogram pro jednotlivé počty změn**



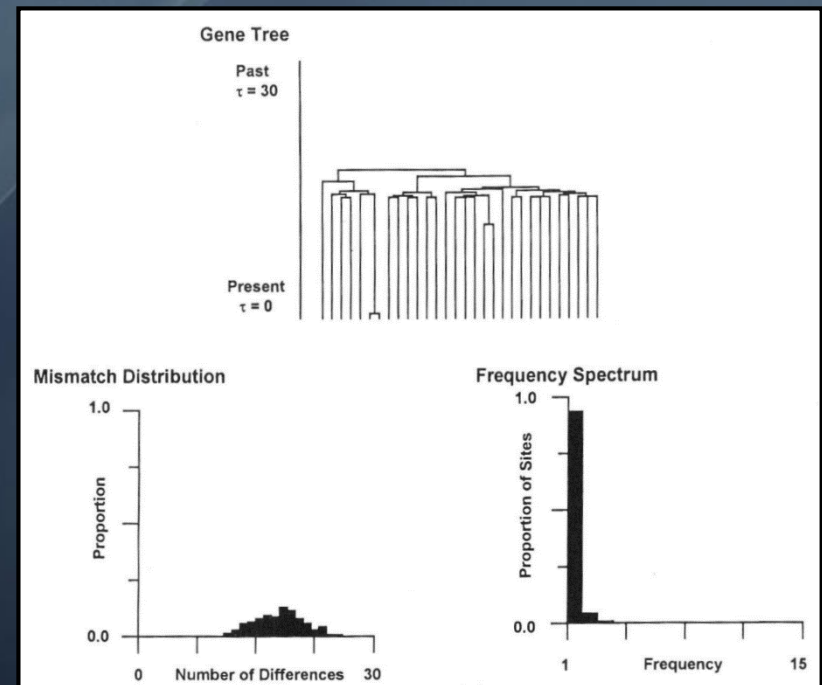
Obě metody poskytují odlišné grafické výstupy v závislosti na demografickém modelu konstantní velikosti populace nebo modelu populační exploze



Model s konstantní velikostí

- grafy pro model s konstantní velikostí jsou zcela odlišné od grafu pro model populačního růstu
- hodnoty se sdružují, jsou si podobnější
- graf nespojitě distribuce má tvar zvonu
- graf frekvenčního spektra – většina variant se vyskytuje pouze jednou

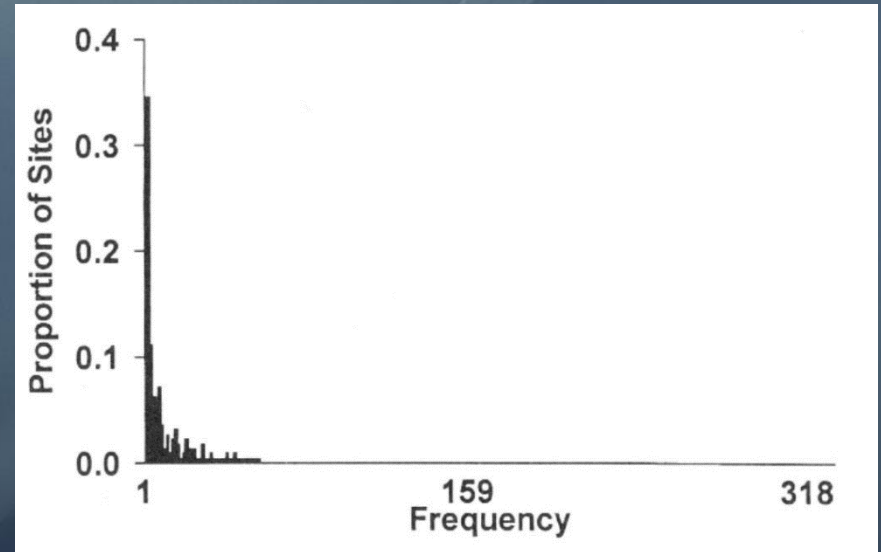
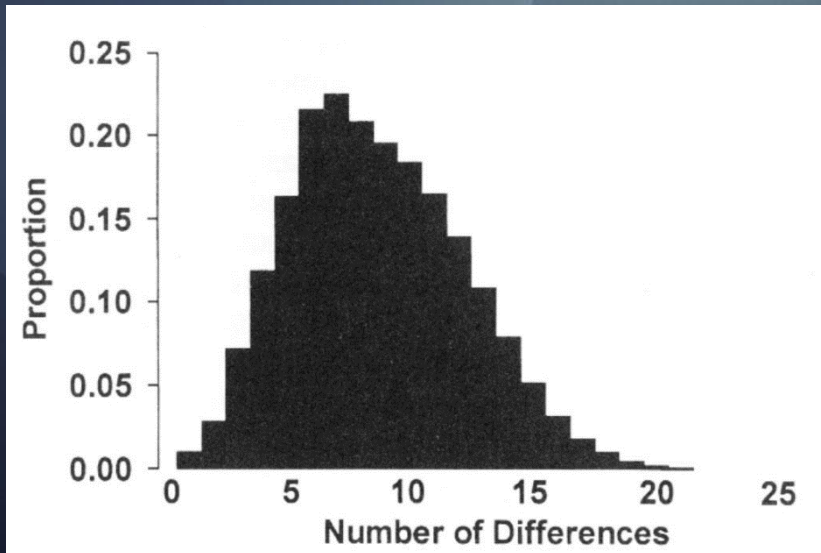
- simulace 30 mtDNA sekvencí za předpokladu konstantní velikosti populace (parametry stejné jako v předchozí simulaci – viz genetický strom)
- nespojitá distribuce a frekvenční spektrum mají bimodální charakter – oddělené skupiny



Model s populační explozí

Jaké jsou grafické výstupy pro reálné populace člověka?

- Harpending *et al.* (1998) - 636 **mtDNA** z celého světa (z toho 411 je v HVS1)



- **graf nespojité distribuce** má podle předpokladu typický **charakter pro populační explozi**
- **graf frekvenčního spektra** tento závěr **potvrzuje**
- **podobné výsledky** získali **také** Harpending *et al.* (1998) **na základě analýzy chromozomu Y a polymorfizmu *Alu* inzercí**

Analýza mikrosatelitní DNA

- využito všech uvedených přístupů
- Anna Di Rienzo *et al.* (1998) – 24 mikrosatelitních lokusů studovala ve třech populacích (Luos v Keni, Kaingang z Brazílie a Sardinie z Evropy) – výsledky **potvrzují populační explozi**
- David Reich a David Goldstein (1998) – 60 mikrosatelitních sekvencí, **populační explozi potvrdili jen pro Afriku, nikoliv však pro mimoafrické populace**
- Marek Kimmel *et al.* (1998) – 60 sekvencí z Afriky, Asie a Evropy – potvrdili dřívější předpoklad o **populační explozi ve všech třech regionech**

Názory proti populační explozi v historii naší populace:

- Hawks *et al.* (2000) – námitka: důkazy o expanzi na základě mtDNA spíše dokládají populační explozi DNA sekvencí než populační explozi člověka jako druhu

x dle všeho však sekvence DNA napodobují populační explozi - **doposud nebyly nalezeny takové sekvence, které by vůbec nepodporovaly hypotézu o populační explozi**

Závěr:

Genetické stromy, nespojitá distribuce i frekvenční spektrum získané analýzou DNA potvrzují dávnou explozi ve velikosti naší populace.

Kolik jsme měli předků?

- 1) Velikost populace a demografická historie
- 2) Rozdílné pohledy na velikost populace
- 3) Odhad velikostí dávných populací
 - Ekologické odhady celkové velikosti populací
 - Genetické odhady efektivní velikosti populací
- 4) Pleistocénní populační exploze
- 5) Kdy došlo k populační explozi
- 6) Co bylo před explozí
- 7) Evoluční interpretace
 - speciace a nahrazení
 - vymírání a rekolonizace lokálních populací

5) Kdy došlo k populační explozi

- archeologické i historické podklady ukazují **velmi rychlý nárůst počtu lidí v posledních 12 000 letech (počátky zemědělství)**
- **podávají stejné důkazy také genetická data** nebo růst populace započal již dříve?
- Alan Rogers a Henry Harpending (1992) vytvořili metodu pro odhad doby exploze na základě nespojitě distribuce mtDNA
- model vychází z **předpokladu rychlého nárůstu velikosti populace z populace relativně malé***
- z analýz vyplývá, že **těsně před explozí dochází k velkému počtu koalescenčních událostí, zatímco po explozi je jich už jen velmi málo**

(*Pozn.: k náhlé populační expanzi ve skutečnosti nedochází (ta je obvykle pozvolná), ale **model umožňuje zjednodušení** (můžeme pak z něj vypočítat čas expanze) - je pro simulaci reálných dějů dobře použitelný a poskytuje spolehlivé výsledky)

- Steve Sherry *et al.* (1994) aplikovali tuto metodu na údaje z analýz **mtDNA**
- u 23 z 25 vzorků populací **získali důkaz o rychlé expanzi v průběhu posledních 100 000 let, s průměrem kolem 40 000 let**
- analyzovali také **oblast HVR I** pro geograficky různé populace a získali následující odhady doby exploze:
 - 58 000 let pro Afriku
 - 51 000 let pro Asii
 - 29 000 let pro Evropu
- jiná analýza **HVS I a II**:
 - 64 000 let Afrika
 - 60 000 let Asie
 - 31 000 let Evropa

= k nárůstu velikosti populace člověka došlo někdy zhruba před 40 000 až 50 000 lety
= populace v subsaharské Africe se zvětšily o něco dříve

= analýza mtDNA tedy dokládá pleistocénní populační explozi člověka

Co na to jaderná DNA?

Odhad doby exploze z mikrosatelitní DNA

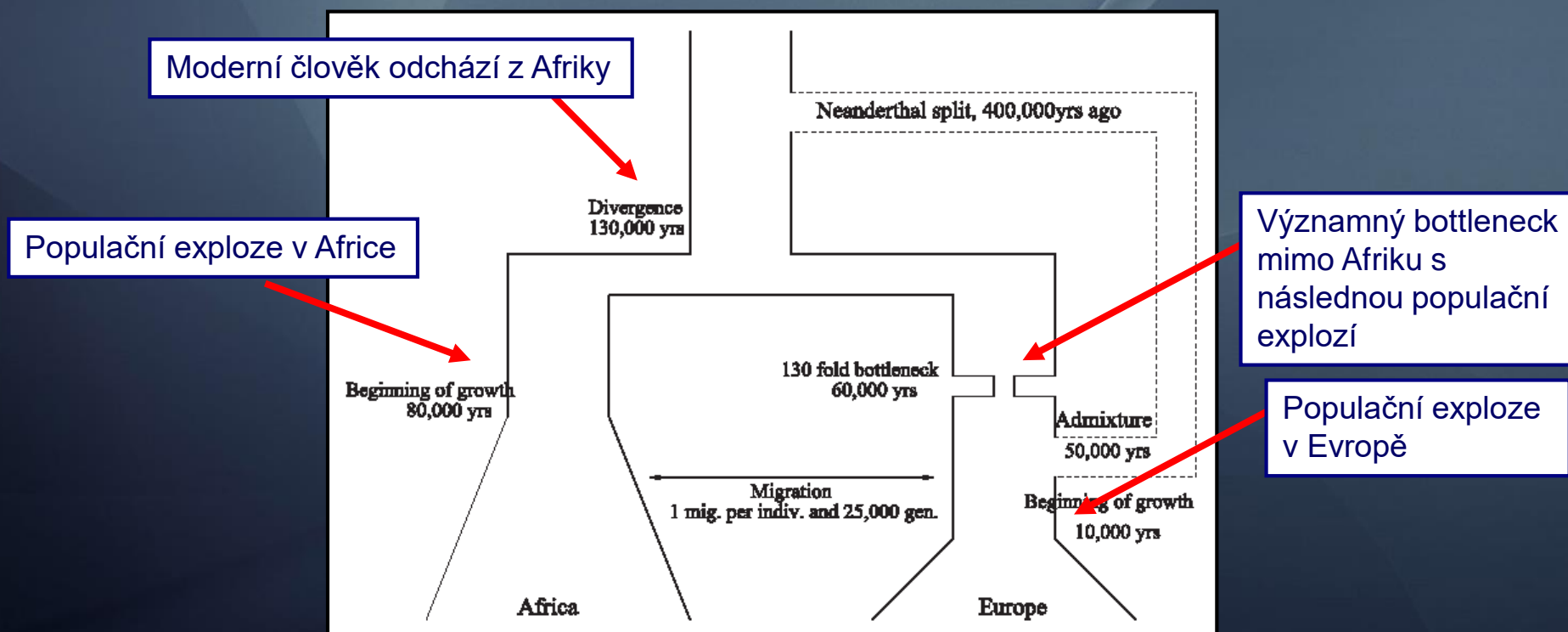
- Anna Di Rienzo *et al.* (1998) – 24 mikrosatelitních lokusů ve třech populacích, počátek exploze klade do období zhruba před **49 000 až 490 000 lety**
- **široké rozpětí** je dáno **širokým intervalem odhadu mutační rychlosti** pro mikrosatelitní sekvence (49 000 let platí pro odhady vyšší mutační rychlosti)
- David Reich a David Goldstein (1998) - 60 mikrosatelitních sekvencí, populační explozi potvrdili jen pro Afriku, nikoliv pro mimoafriické populace
- populační exploze v období **49 000 až 640 000 let**
- přestože obě tyto studie poskytly široké rozpětí pro období exploze, **obě se překrývají s odhady na základě mtDNA**, pro zpřesnění bude **potřeba zpřesnit odhady mutační rychlosti** a vhodný **výběr sekvencí** pro analýzu

Závěr:

Z uvedených výsledků je však zřejmé, že k explozi došlo ještě před nástupem zemědělství, tedy v období již před 12 000 lety.

Pozdější studie:

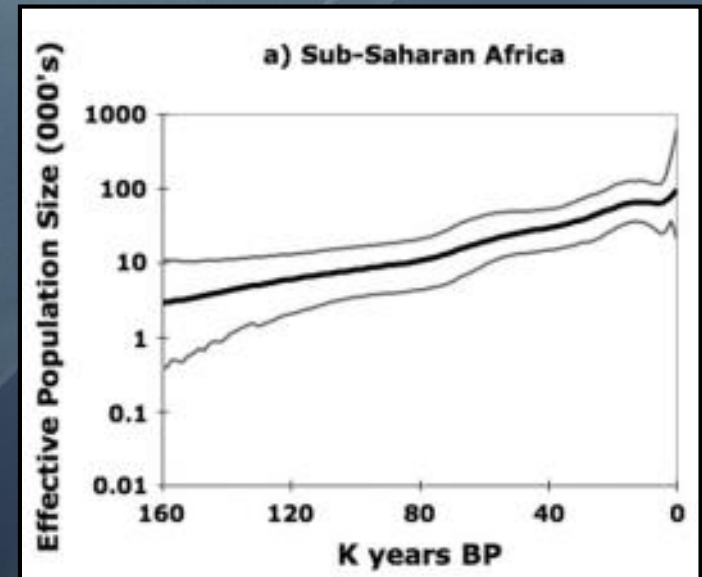
- Vincent Plagnol a Jeffrey Wall (2006) využili sekvenční data z „The Environmental Genome Project“ a aplikovali různé statistické metody
- vytvořili **model demografické historie** znázorňující změny ve velikosti populace



1. populační exploze v Africe před asi 80 000 lety
2. populační exploze mimo Afriku před asi 60 000 lety
3. populační exploze v Evropě před asi 10 000 lety

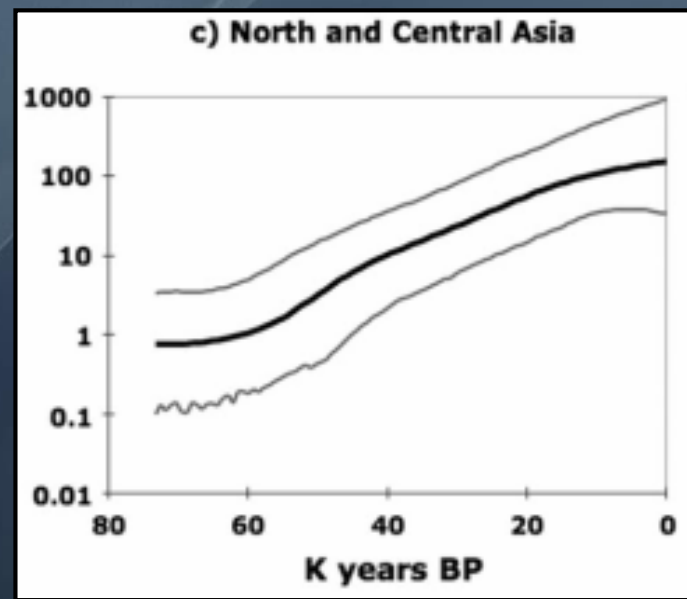
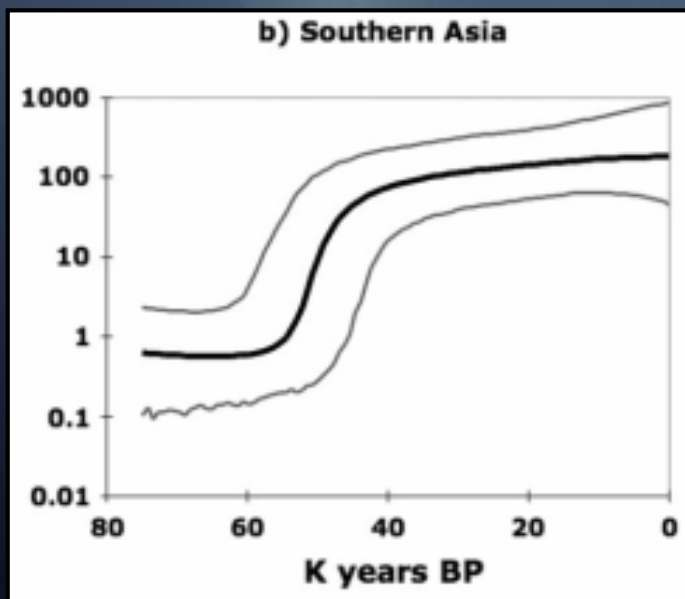
Quentin Atkinson *et al.* (2008) – 357 mtDNA sekvencí (kódující region), odvozovali změny ve velikosti populací pro 8 hlavních regionů

- v **Africe** pozvolný růst
- začátek před asi 193 000 až 143 000 lety

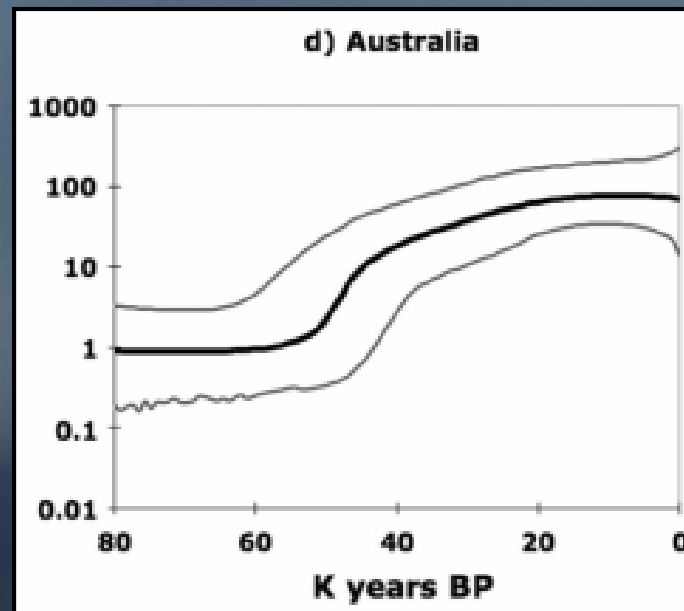


- **v Asii**

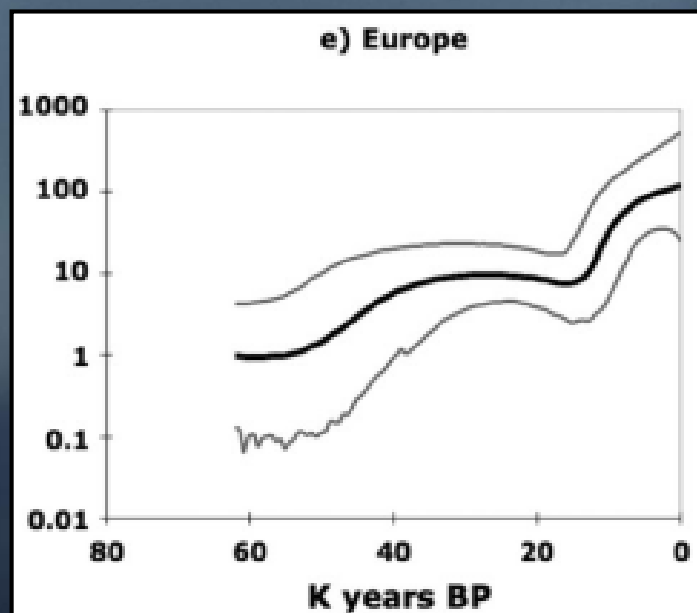
- populační exploze v jižní Asii před asi 52 000 lety
- navazující pozvolný růst v posledních 49 000 letech při osidlování centrální a severní Asie



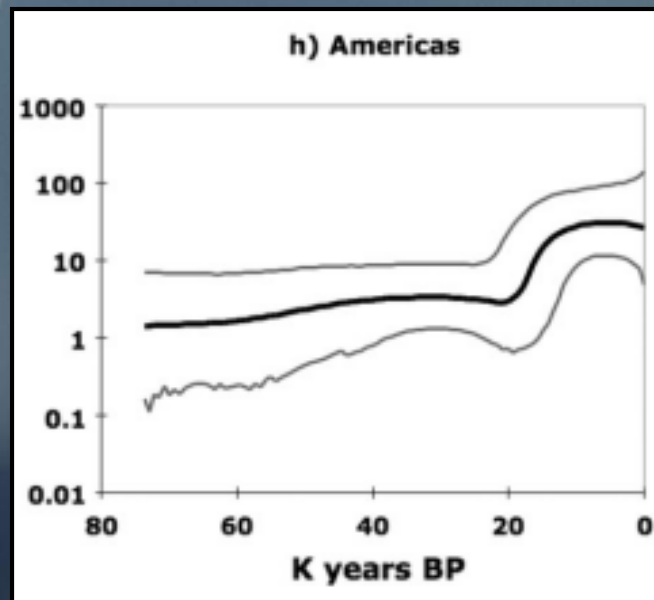
- explozivní růst *v Austrálii* před asi 48 000 lety – souvisí s osidlováním oblasti



- **v Evropě** začíná výraznější růst před 42 000 lety – počátek osidlování Evropy
- 2. populační exploze před 15 000 až 10 000 lety – konec doby ledové, nástup zemědělství



- v *Americce* výrazný populační růst před asi 18 000 lety – osidlování Ameriky



Závěr:

Další výzkumy potvrzují populační růst dříve než před 12 000 lety a jsou v souladu s poznatky osidlování příslušných oblastí.

Kolik jsme měli předků?

- 1) Velikost populace a demografická historie
- 2) Rozdílné pohledy na velikost populace
- 3) Odhad velikostí dávných populací
 - Ekologické odhady celkové velikosti populací
 - Genetické odhady efektivní velikosti populací
- 4) Pleistocénní populační exploze
- 5) Kdy došlo k populační explozi
- 6) Co bylo před explozí
- 7) Evoluční interpretace
 - speciace a nahrazení
 - vymírání a rekolonizace lokálních populací

6) Co bylo před explozí

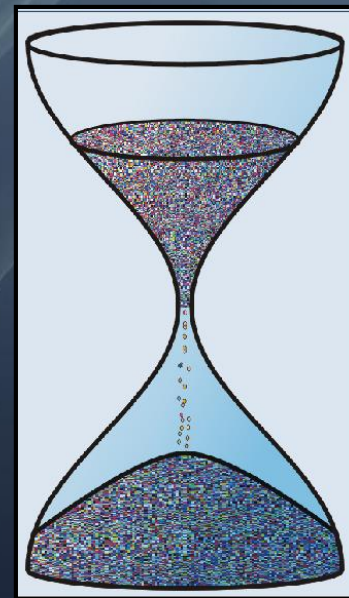
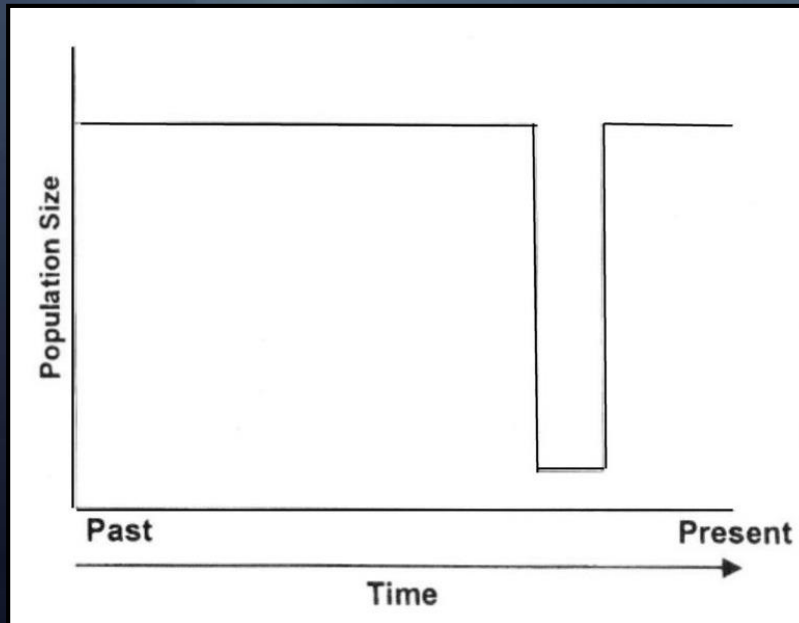
Otázka:

Ale jaká byla velikost populace před explozí??

- rostla populace **před explozí** pozvolně
- nebo **se** velikost **před explozí** zmenšila a pak vzrostla - Alan Rogers (1995, 1997)
 - populace před expanzí mohla mít velikost i jen několik málo tisíc jedinců
- nebo střídavě kolísala ve své velikosti (ve výsledku s efektivní velikostí 10 000 jedinců)

Henry Harpending *et al.* (1996, 1998) vytvořili dva základní **modely demografické historie v době před explozí**

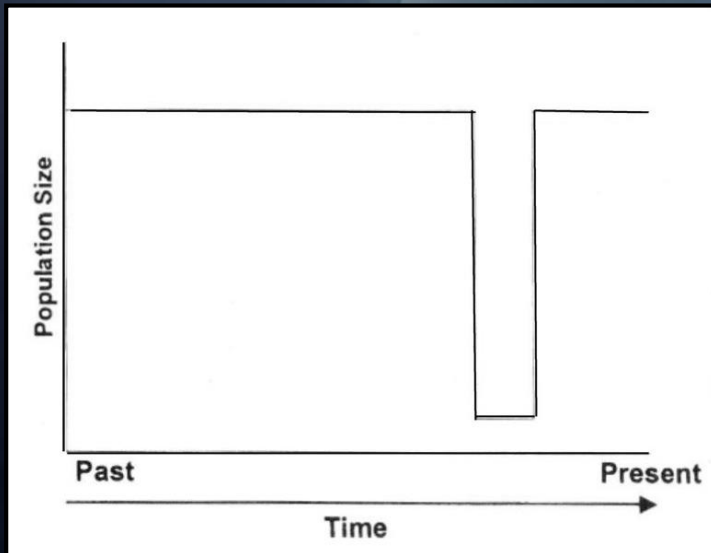
- 1) **model „přesýpacích hodin“** - populace je po většinu doby své existence **velká** („The Hourglass Model“)
- v historii pak **občas dojde k náhlému poklesu početnosti** v podobě klasického **bottlenecku**
 - **po průchodu bottleneckem dochází k opětovnému velmi rychlému nárůstu do původních hodnot**



Pleistocénní exploze je podle tohoto modelu obnovením stavu před bottleneckem

Archeolog **Stanley Ambrose** (*Williams et al., 2009*) - náhlý pokles v početnosti podle modelu **přesýpacích hodin** možná souvisí s výbuchem supersopky Toba v Indonésii (Sumatra) před 73 500 lety

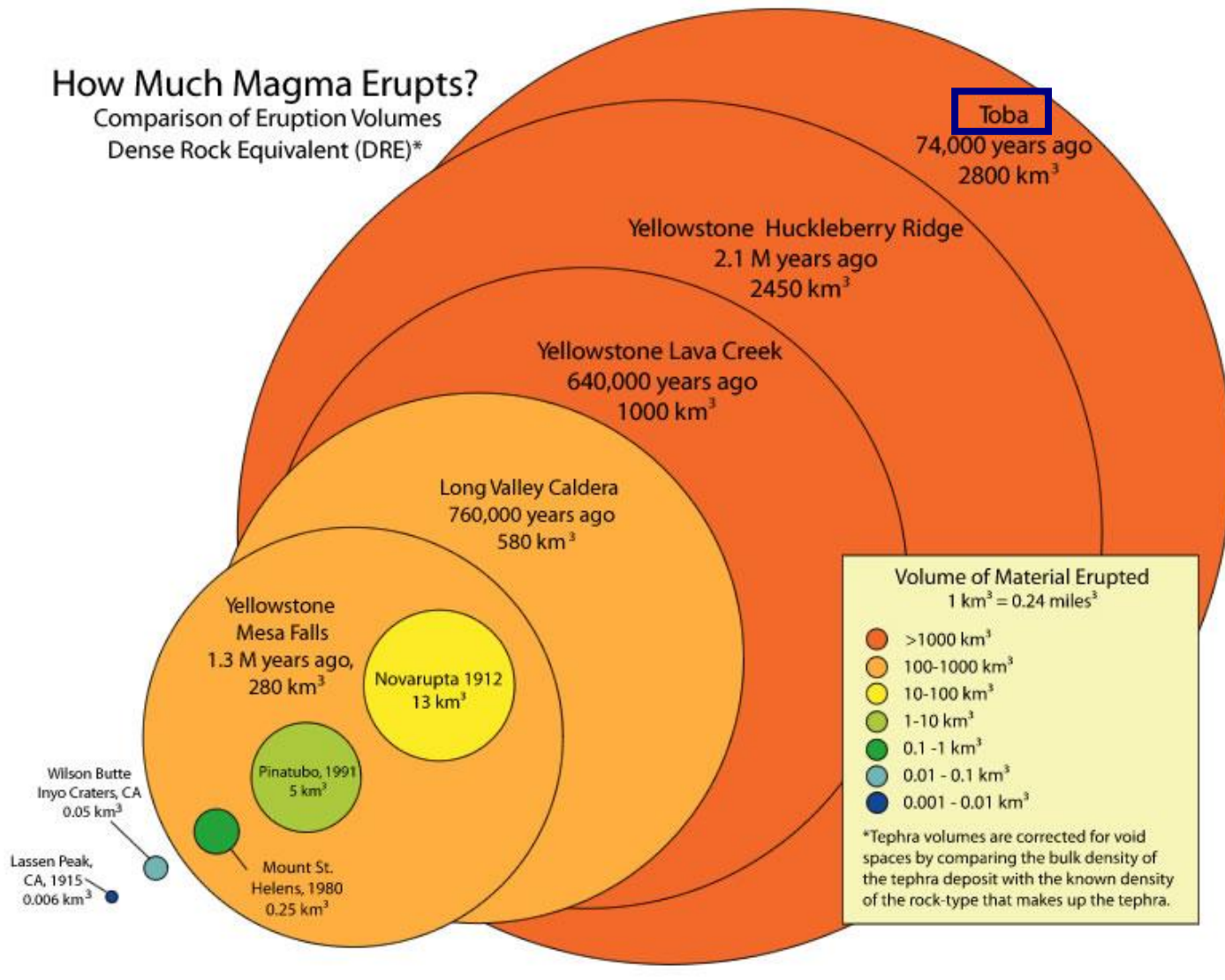
- největší vulkanická erupce za posledních 450 milionů let



kaldera Toby

How Much Magma Erupts?

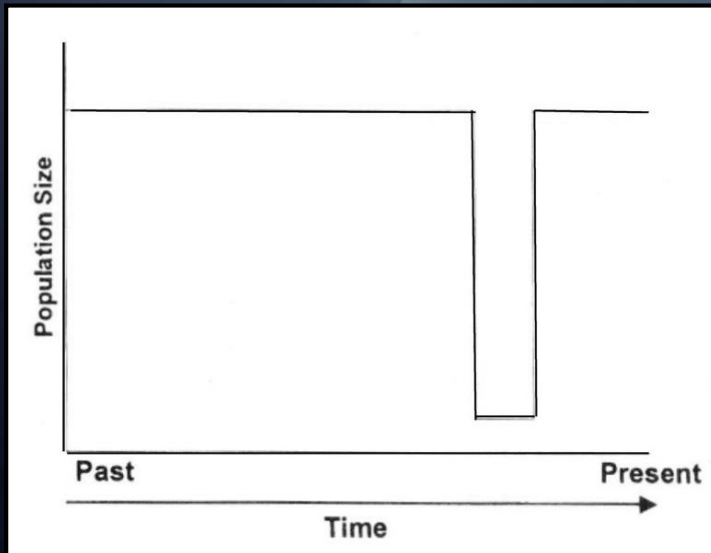
Comparison of Eruption Volumes
Dense Rock Equivalent (DRE)*



Srovnání velikosti výbuchu supersopky Toba s ostatními supervulkány.

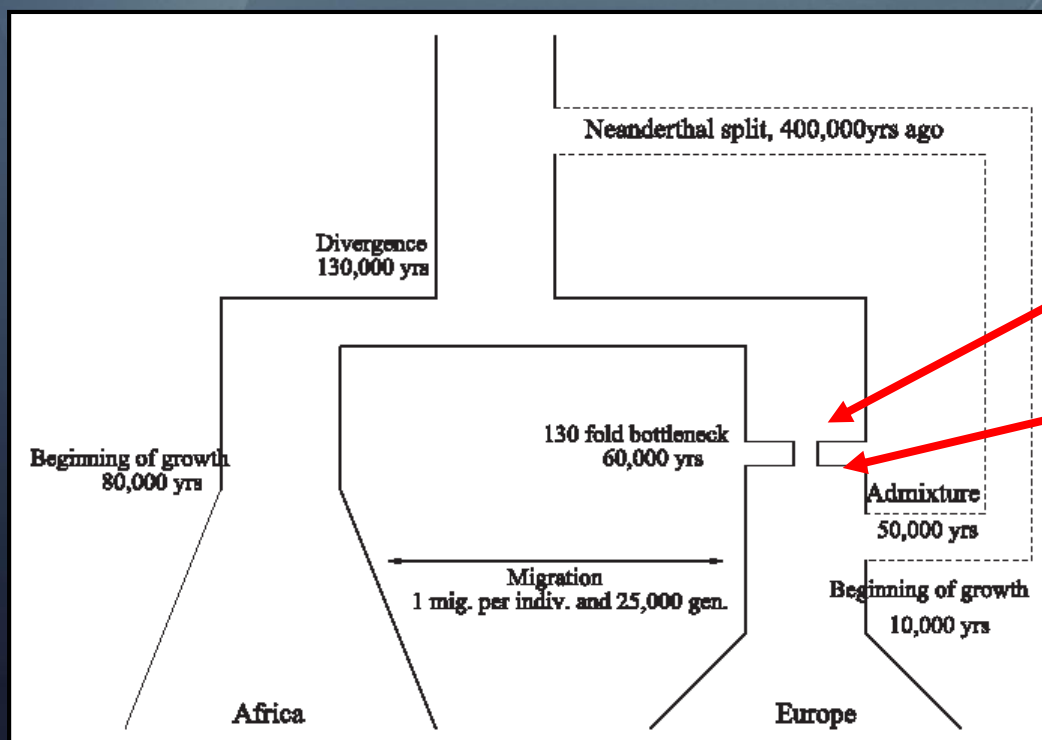
Archeolog Stanley Ambrose (Williams *et al.*, 2009) - náhlý pokles v početnosti podle modelu přesýpacích hodin možná souvisí s výbuchem supersopky Toba v Indonésii (Sumatra) před 73 500 lety

- největší vulkanická erupce za posledních 450 milionů let
- způsobila změnu klimatu a tzv. **sopečnou zimu** (zahynulo zhruba 75 % všech živých bytostí na Zemi)
- **značný dopad** na populaci člověka, **zejména v severních zeměpisných šířkách**
- dle Ambrose byla Pleistocénní exploze **návratem z bottlenecku způsobeného výbuchem tohoto supervulkánu**



kaldera Toby

Vincent Plagnol a Jeffrey Wall (2006) využili sekvenční data z „The Environmental Genome Project“ a aplikovali různé statistické metody

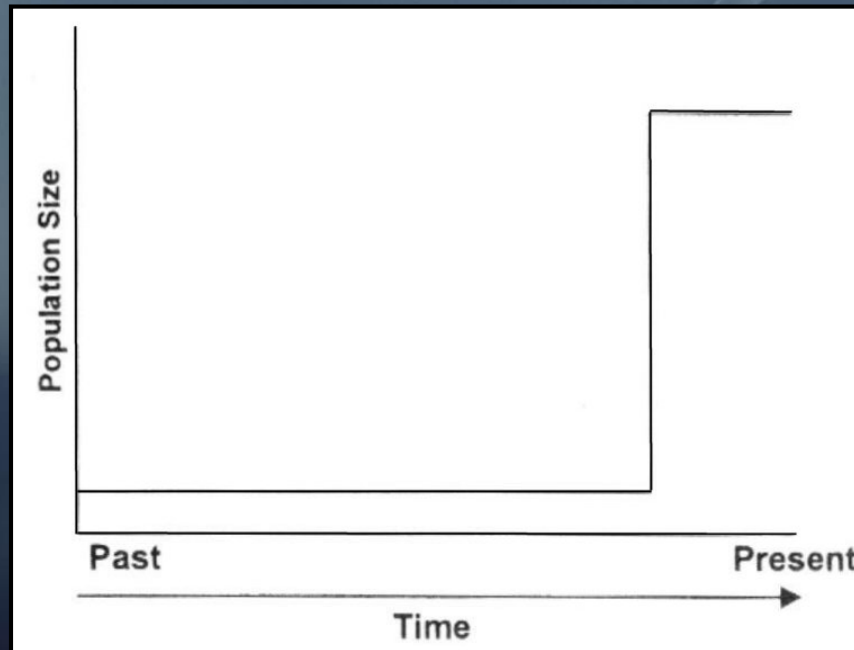


Významný bottleneck mimo Afriku

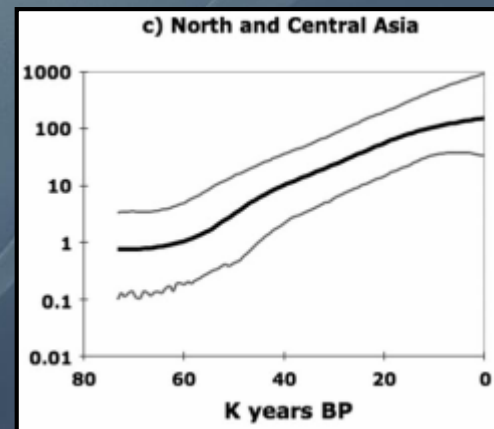
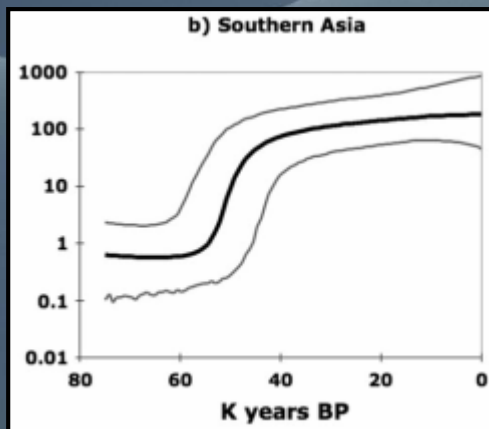
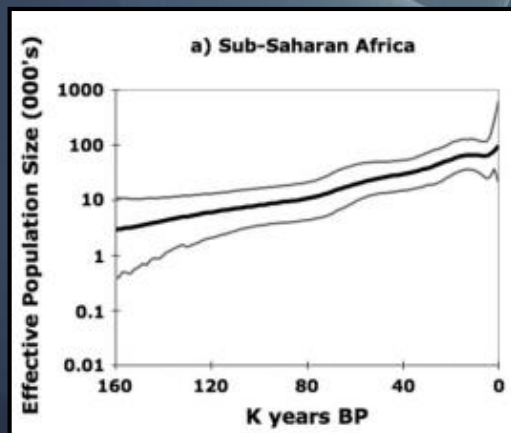
Následná populační exploze.

2) **model „láhve s dlouhým hrdlem“, dlouhotrvající bottleneck**

(„The Long-Necked Bottle Model“) - podle tohoto modelu byla populace málo početná už před Pleistocénní expanzí – populace prochází dlouhotrvajícím bottleneckem



Quentin Atkinson *et al.* (2008) – 357 mtDNA sekvencí (kódující region), odvozovali změny ve velikosti populací pro 8 hlavních regionů



Analýza mtDNA podle jednotlivých regionů ukazuje na populační explozi avšak bez zjevného předchozího bottlenecku.

Populace našich předchůdců byla dlouhodobě malá s pozvolným růstem (model dlouhotrvajícího bottlenecku) a v určitých obdobích s populačními explozemi.

Tato dlouhodobě **malá velikost populace před explozí:**

- **znemožňovala kontinuální genový tok mimo Afriku** – populace byly malé a od sebe příliš vzdálené
- **je v protikladu s multiregionálním modelem**, který genový tok mezi populacemi moderního člověka v období posledních 2 milionů let předpokládá

= potvrzená podpora modelu „Out of Africa“

Out of Africa x Multiregionální model

Velikost populace



Otázka:

Co mohlo způsobit populační explozi před asi 50 000 lety?

Podle některých antropologů souvisí nárůst v početnosti populace před 40 000 až 50 000 lety s tzv. „**tvůrčí explozí**“

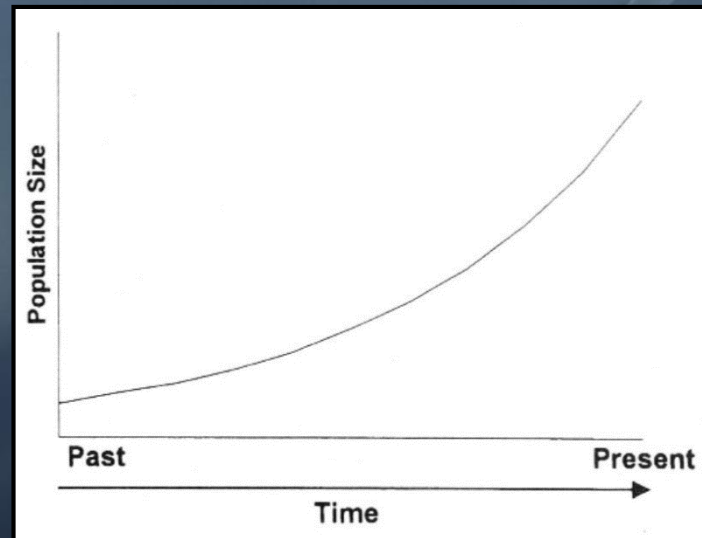
- objevení řady nových technologií jako např. nástroje s čepelí, abstraktní vyjadřování formou symbolů (jeskynní obrazy) apod. = **kulturní adaptace** = populační růst

Henry Harpending et al. (1993) – „...růst populace našich předchůdců spíše zažehl kulturní než biologický rozvoj...“

Jiní tvrdí, že náhlá bohatost a rozmanitost nástrojů a technologií je spíše **naší představou** - Geoffrey Clark – **nástroje z kostí i kulturní znaky nalézáme už v Africe mnohem dříve (před 90 000 lety) než později v Evropě**

Hypotéza proti – Model exponenciálního růstu (bez populační exploze)

- **John Hawks et al. (2000)** - počátek bottlenecku klade 2 miliony let zpátky k druhu *H. erectus*
- **10 000** jedinců dle nich představuje **novou evoluční linii**, která **zpočátku** (500 až 800 tisíc let) **roste pomalu a postupně** a **později rychleji** až na **6 miliard** jedinců v posledních 10 000 letech = **model exponenciálního růstu**



- dle nich také **archeologické nálezy** svědčí spíše o **postupném růstu velikosti a hustoty populace**
- = tedy **k růstu populace podle této hypotézy dochází již dříve než v pozdním Pleistocénu**

Podporují však tuto hypotézu o exponenciálním růstu také genetické údaje?

- pouze analýza β -globinového genu a *Alu* inzercí (na rozdíl od mtDNA a mikrosatelitní DNA) neukazují na náhlou populační explozi – jsou tedy v souladu s modelem postupného déletrvajícího růstu
- = ovšem tyto výsledky jsou získány analýzou jednoho genu či typu sekvencí – pro ověření bude nutno získat podobné výsledky pro širší spektrum různých lokusů a sekvencí

Závěr:

Prozatím se zdá být jako nejpravděpodobnější model populační exploze získaný analýzou mtDNA a mikrosatelitních sekvencí – populační exploze v Pleistocénu